植 物 分 类 学 报 31 (6) : 505 — 516 (1993)
Acta Phytotaxonomica Sinica

裸子植物的幼苗类型及其进化关系

叶能干　　苟光前　　廖海民

(贵州农学院，贵阳 550025)

张著林

(贵州省植物园，贵阳 550004)

THE SEEDLING TYPES OF GYMNOSPERMS AND THEIR EVOLUTIONARY RELATIONSHIPS

YE NENG-GAN　GOU GUANG-QIAN　LIAO HAI-MIN

(*Guizhou Agricultural College, Guiyang, 550025*)

ZHANG ZHU-LIN

(*Guizhou Botanical Garden, Guiyang, 550004*)

Abstracts The three types and eight subtypes of seedlings are recognized in the gymnosperms in the present paper. They are: 1. The Cycas Type: cotyledons 2, with absorptive function, absorbing nutrients from the endosperm (gametophyte); hypogeal; including three subtypes: (1) The Cycas Subtype: internodes not elongated; leaves simple, pinnate; (2) The Ginkgo Subtype: internodes elongated; leaves fan-shaped; (3) The Araucaria Subtype: internodes elongated; leaves linear. 2. The Pinus Type: cotyledons 2 to numberous, with both absorptive and photosynthetic functions; epigeal; including three subtypes: (1) The Cunninghamia Subtype: cotyledons 2 — 4; internodes elongated; leaves linear; (2) The Pinus Subtype: cotyledons numerous; internodes not elongated; leaves needle-like (3) The Ephedra Subtype: cotyledons 2; internodes elongated; leaves scaly. 3. The Gnetum Type: with an absorptive function foot at the base of the hypocotyl, absorbing nutrients from the endosperm; cotyledons 2, with photosynthetic function, epigeal, containing two subtypes: (1) The Gnetum Subtype: cotyledons similar to foliar leaves, like the pinninerved leaves of the Dicotyledons; internodes elongated; (2) The Welwitschia Subtype: cotyledons linear, internodes absent, the whole plant with only a pair of leaves. Detailed descriptions and a key to the three types and eight subtypes are presented in the paper. It is considered that the origin of the gymnosperms is not monophyletic but polyphyletic. That is to say, the seed of gymnosperm is polyphyletic as a result of parallel evolution in different

1991-12-05 收稿。

groups of the progymnosperms. According to the morphological characters of the seedling types we propose that there have existed four evolutionary lines in the gymnosperms, namely: the Cycas line, the Ginkgo line, the Conifer line and the Gnetum line, and the evolutionary process of each line is explained. The evolutionary relationships among the three types and eight subtypes are discussed. There is a foot in the Gnetum Type, which is uncomparable with any seedling type of seed plants, since it has its unique developed line and differentiated into the Gnetum Subtype and the Welwitschia Subtype. The evolutionary tendency is from hypogeal to epigeal in the other types and subtypes. Cycas and Ginkgo are relict with seedling types belonging to the Cycas Subtype and the Ginkgo Subtype respectively, which have maintained an ancient character——hypogeal. Therefore, the evolution of seedling types is from the Araucaria Subtype to the Pinus Type, and the latter itself differentiated into three subtypes. Moreover, it is explained why there are stomata on the hypogeal cotyledons of Cycas and Ginkgo when the footed embryo of the progymnosperms changed to the embryo of the Cycas type via neoteny, the foot was lost, and the first two leaves on the stem tip were arrested, changing to the cotyledons of the Cycas Type and replacing the foot of the progymnosperms as an absorptive organ. The stomata on the cotyledon epidermis of Cycas and Ginkgo are a residue of the first two leaves of the progymnosperms.

Key words Gymnosperms; Seedling type; Evolutionary line; evolutionary relationship.

摘要 裸子植物的幼苗可分为3个类型、8个亚型。即：1．苏铁型，包括苏铁亚型、银杏亚型、南洋杉亚型；2．松型，包括杉亚型、松亚型、麻黄亚型；3．买麻滕型，包括买麻滕亚型、百岁兰亚型。类型和亚型都有特征描述，并有一个检索表。文中首先讨论了种子的起源是多元的，因而裸子植物的起源也应是多元的，是前裸子植物不同类型平行进化的结果。又根据裸子植物幼苗类型的形态特征，提出裸子植物有4条进化路线，即：苏铁路线，银杏路线，松柏路线和买麻藤路线。还讨论幼苗类型之间的进化关系，认为除买麻滕型幼苗因其形态特殊有自己独特的发展路线外，总的趋势是由留土萌发向出土萌发发展。

关键词 裸子植物；幼苗类型；演化路线；进化关系。

一、前 言

和被子植物比较，对裸子植物的幼苗研究得比较少。Vogel (1980)写了双子叶植物幼苗的专著。Boyd (1932)写了单子叶植物幼苗的专著。Lubbock (1892)发表了两部种子植物幼苗巨著，其中，关于裸子植物幼苗方面的论述只有极少的一部分。

裸子植物幼苗的研究报道，大多是在有关裸子植物或林业方面的专著中顺便提及或只是研究个别裸子植物幼苗的一些星散文章。前者如Chamberlain (1935)、Martins (1971)、Maheshwari et al. (1961)、Васильценко (1960)、马大蒲(1978)、王宏志(1985)等人的专著；后者如Wigglesworth (1903)、Dorety (1919)、Rodin (1953)、

Philipson, et al. (1990) 等人的文章。比较系统地研究裸子植物幼苗结构的报道有 Hill et al. (1908—1913)，文章牵涉到 Taxaceae, Podocarpeae, Cupressineae, Abietineae, Araucarieae, Ginkgoaceae, Cycadaceae 和Gnetales 等，在每篇文章的后面都有幼苗的形态和解剖的版图，文章中还有大量的维管系统示意图。对所涉及的幼苗都有简要的形态描述；对幼苗的根、下胚轴和子叶等的维管系统则做了详细的讨论。并根据子叶迹和根中木质束的关系把松柏类(coniferals)植物幼苗的多个子叶划分为3个类型，即：(1) 全子叶(whole cotyledon)——一个子叶的子叶迹构成根的一束初木；(2) 半子叶(half cotyledon)——两个子叶的子叶迹构成根的一束初木；(3) 副子叶(subsidiary cotyledon)——其子叶迹和根的初木无关。他们还认为一种松柏类植物幼苗的子叶可以是1个类型，也可以是2—3个类型。在描述买麻藤*Gnetum*和百岁兰*Welwitschia*的幼苗时，他们认为这两类植物幼苗的基足(foot)只有吸收的功能，而无系统发育上的任何意义。百岁兰是一种产于西南非洲的奇特植物，受到植物学家们的青睐，其幼苗的形态、解剖也被研究得比较透彻 (Rodin 1958; Butler et al. 1973)。

关于裸子植物幼苗子叶迹和根初木的关系，Boureau (1938)在 Hill et al. 研究的基础上又大大前进了一步，观察种类的广度和深度都有所增加，他把松柏类植物幼苗的子叶分为A、B、C、D 4个类型，并说明B型相当于“半子叶”，D型相当于“副子叶”，A型和C型相当于“全子叶”，但A型是最原始的类型，C型却是进化的类型，这两种子叶不可能同时存在于同一株幼苗上。而D型子叶由于其子叶迹和根的初木无关，不能单独存在于一株幼苗上，只能和A或B或C型生长在一起。他还把每种裸子植物幼苗用子叶公式(La formule cotyledonaire) 来表示，如黑松 Pinus thunbergii的子叶公式为 (6B+D)/3，其中分母3指根为3原型，分子6B+D分别指有6枚B型的子叶和1枚D型的子叶。Ferre(1965)和Woltz (1968, 1982, 1986)对Boureau 的理论又加以丰富和发展，明确指出B型子叶是A型子叶一分为二的结果，而C型子叶又是B型两个子叶的融合；并根据 Chauveaud (1911、1921)离基加速(acceleration basifuse)的理论，进一步说明A、B、C型之间的进化关系是A→B→C。Woltz还把Boureau 的理论应用于 Agathis, Podocarpus 和Austrotaxus 等属的植物，现在他仍然在进行这项工作。

据笔者所知，上面的所有论著都没有从外部形态上划分裸子植物幼苗的类型，也没有从幼苗这样的形态学特征来说明系统发育的问题。鉴于此，多年来，笔者采集和播种萌发裸子植物幼苗100余种，包括11个科、30余个属，即除了百岁兰科Welwitshiaceae和少数属如贝壳杉属 *Agathis*、巨杉属 *Seguoiadendron* 等等外，国产裸子植物绝大部分科、属的幼苗都做了细致的研究，没有标本的科、属也都参阅过前人的文献和插图。在这样的基础上，本文根据裸子植物幼苗的外部形态特征对其进行分类，并对其进化关系进行探讨。

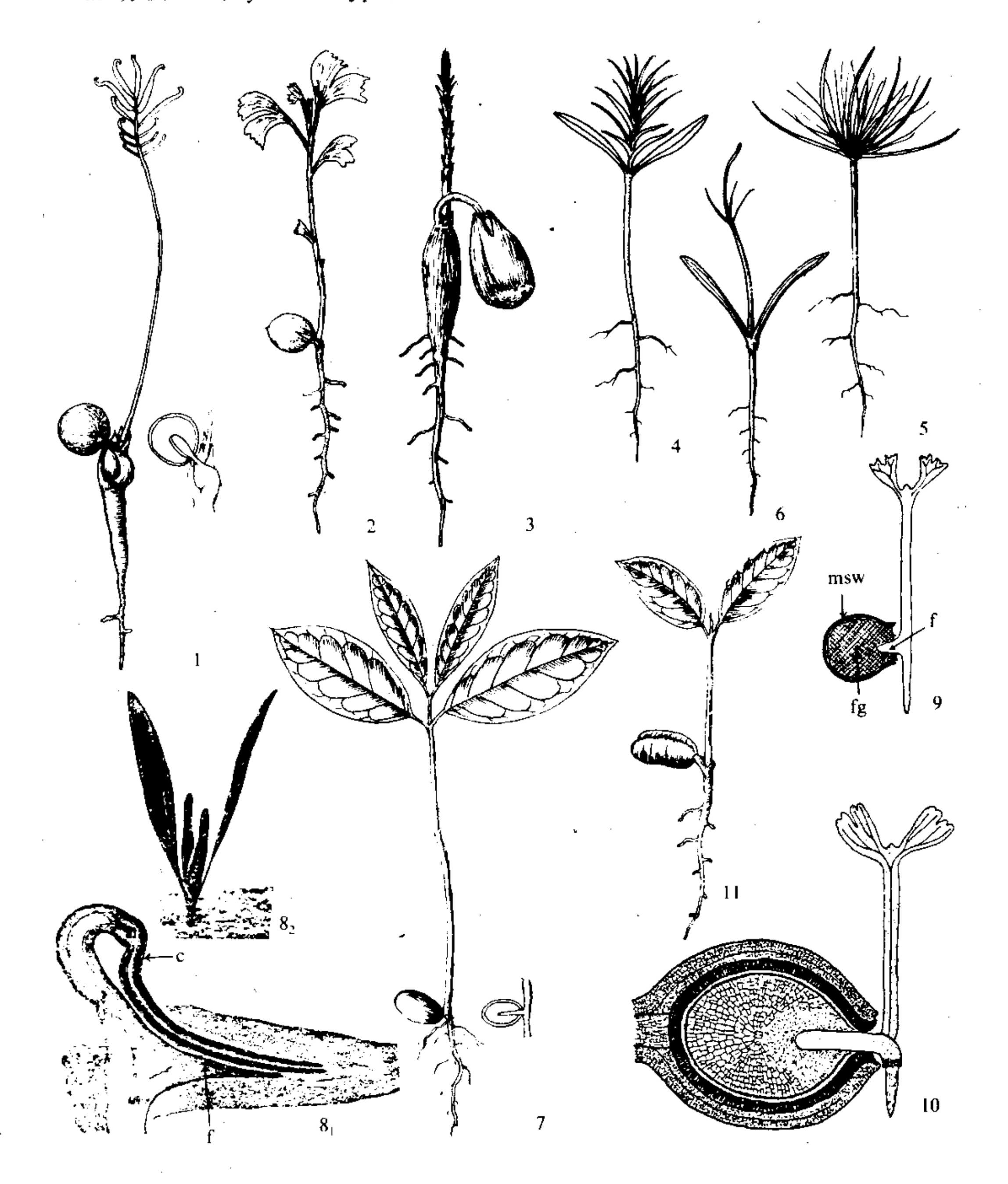
二、裸子植物幼苗类型

根据外部形态特征，裸子植物幼苗可划分为三个类型8个亚型，(见图1—8)。

1. **苏铁型** (Cycas type) 子叶留土。子叶一般为2片，乳白色，有吸收功能，萌

发时仍包于胚乳(雌配子体)中，其下表面和胚乳紧密贴合，从中吸收营养物质，供胚的各部分生长；胚乳的营养物质被吸收完后，随着腐烂的胚乳一起脱落；子叶柄长或短。下胚轴常粗短肥大，和主根没有明显的分界。主根强壮，圆柱形，向前端变细；侧根颇粗。上胚轴和节间伸长或不伸长。先出叶常为鳞片状，以后逐渐过渡为正常叶。这是现有已知种子植物幼苗最原始的类型。这个类型可以分为3个亚型。

a. 苏铁亚型(Cycas subtype) 下胚轴和主根肥大。上胚轴和节间不伸长。鳞片



叶肥厚或缺。正常叶为一回羽状复叶，幼时拳卷，第一年只有1片正常叶。该亚型见于苏铁科 Cycadaceae，绝灭的种子蕨 Pteridospermae (Chamberlain 1935)可能是这个类型。

b. 银杏亚型(Ginkgo subtype) 下胚轴和主根不明显肥大。上胚轴和节间皆伸长，形成明显的直立枝。先出叶鳞片状，往上部逐渐变宽，过渡为正常的扇形叶，叶脉二叉分歧。这个亚型仅见于银杏科 Ginkgoaceae。

c. 南洋杉亚型 (Araucaria subtype) 下胚轴和主根肥大或否. 上胚轴和节间皆伸长，形成直立枝。先出叶为鳞片状，往上部逐渐变长，过渡为线形的正常叶。这个亚型见于南洋杉属 Araucaria 的 Burya 组和Columbea 组(塔赫他间，1956)、松科 Pinaceae 的油杉属 Keteleeria，红豆杉科 Taxaceae 的榧树属 *Torreya*，三尖杉科 Cephalotaxaceae 的篦子三尖杉Cephalotaxus oliveri。

2. **松型** (Pinus type) 子叶2枚至多枚，萌发时出土，为吸收兼光合功能。种子萌发时，胚根首先突破种皮，迅速伸入土中，发育成为主根。同时，下胚轴也显著伸长，最初呈弯钩状，后来伸直，把子叶、胚乳和种皮一起带出土面，这时胚乳中的养分多已被吸收，于是子叶伸长，脱出种皮，展开，变绿，进行光合作用。在第一年，上胚轴和茎的节间伸长或不伸长；初生叶和后生叶基本相似或很不相似。这个类型是裸子植物中分布最广的一个类型。也可分为3个亚型。

a. 杉亚型(Cunninghamia subtype) 子叶2—4枚，对生或轮生，披针状线形。上胚轴和节间常伸长。第一年的初生叶和子叶基本同形，而常较窄，较短，以后的叶子同形或不同形。本亚型见于杉科 Taxodiaceae、柏科 Cupressaceae、松科的一部分、罗汉松科 Podocarpaceae、红豆杉科和三尖杉科的大部分。

b. 松亚型 (Pinus subtype) 子叶多数，轮生，针形。第一年的幼苗，其上胚轴和节间常不伸长；真叶多数，呈束生状，常短于子叶。本亚型见于松科的多数属、种和杉科的一些种。

c. 麻黄亚型(Ephedra subtype) 子叶2枚，对生，线形。上胚轴和节间显著伸长。叶退化呈鳞片状，由茎执行光合作用。本亚型仅见于麻黄科 Ephedraceae。

图1 苏铁型苏铁亚型：贵州苏铁(右图：示吸收功能子叶)。图2 苏铁型银杏亚型：银杏。图3 苏铁型 南洋杉亚型：阔叶南洋杉。图4 松型杉亚型：杉木。图5 松型松亚型：马尾松。图6 松型麻黄亚型：中麻黄。图7 买麻藤型买麻藤亚型：小叶买麻藤 (右图：示基足)。图8 买麻藤型 百岁兰亚型：百岁兰(根据R.J.Rodin。右图：幼苗植株。左图：f. 基足，C. 子叶)。图9 前裸子植物的孢苗 (据笔者推测。f. 基足，fg. 雌配子体，MSW，大孢子壁)。图10 种子蕨的幼苗(根据 Chamberlain，1935)。图11 被子植物幼苗的古老类型：细基丸(暗罗型)。

Fig. 1 Cycas type/Cycas subtype: *Cycas guizhouensis* (right: showing the cotyledon of absorptive function). fig. 2 Cycas type/Ginkgo subtype: *Ginkgo biloba*. fig. 3 Cycas type/Araucaria subtype: *Araucaria bidwillii*. fig. 4 Pinus type/Cunninghamia subtype: *Cunninghamia lanceolata*. fig. 5 Pinus type/Pinus subtype: *Pinus massoniana*. fig. 6 Pinus type/Ephedra subtype: *Ephedra intermedia*. fig. 7 Gnetum type /Gnetum subtype: *Gnetum parvifolium* (right: showing the foot). fig. 8 Gnetum type/Welwitschia subtype: *Welwitschia mirabilis* (After R. J. Rodin, right: seedling; left: f. foot; c. cotyledon). fig. 9 Hypothetical sporing of Progymnosperm, by the author. f. foot; fg. female gametophyte; msw. megaspore wall. fig. 10 The seedling of Pteridosperm (After Chamberlain, 1935). fig. 11 Ancestrial type of Angiosperm seedling: *Polyalthia cerasoides* (Polyalthia type)

3. **买麻藤型**(Gnetum type) 这个类型最大的特点是具有基足(foot)。子叶2枚，出土，有光合功能。萌发时，胚根首先突破种皮，伸入土中，形成主根。同时，下胚轴迅速伸长，把子叶带出土面，伸展，张开，变绿，进行光合作用。只有极少数种类子叶为鳞片状。真叶椭圆形或条形。上胚轴和节间伸长或缺。基足是下胚轴基部的突出物，包被于胚乳中，具有吸收的功能。这个类型因为具有基足，不能和种子植物幼苗的任何类型相比较，但却可和具有基足的蕨类植物孢苗(Sporeling)相比较。本类型有2个亚型。

a. 买麻藤亚型(Gnetum subtype) 除了极少数种类的子叶退化为鳞片状外，子叶和真叶相似，一般为椭圆型，具柄，很象双子叶植物具羽状脉的叶子。上胚轴和节间都伸长。本亚型只见于买麻藤科Gnetaceae。

b. 百岁兰亚型(Welwitschia sublype) 子叶条形，基部变窄呈叶柄状。上胚轴和节间缺。真叶只有1对，和子叶交叉着生于子叶节处，能终生生长，呈长条状。本亚型只见于西南非洲的百岁兰 *Welwitschia mirabilis*。

裸子植物幼苗类型检索表

1. 下胚轴的基部无基足。
  2. 子叶留土 ……………………………………………………………1. **苏铁型**
    3. 幼苗的营养叶为羽状复叶或扇形。
      4. 营养叶为羽状复叶 ……………………………………………1a. **苏铁亚型**
      4. 营养叶为扇型 …………………………………………………1b **银杏亚型**
    3. 幼苗的营养叶为线型 ………………………………………………1c. **南洋杉亚型**
  2. 子叶出土 ……………………………………………………………2. **松型**
    5. 子叶2至多枚，真叶不退化。
      6. 子叶2—4枚，上胚轴和节间伸长，真叶线形或鳞片状 ……………2a. 杉亚型
      6. 子叶多枚；第一年的幼苗，其上胚轴和节间常不伸长，真叶常为针形、簇生 ……………………………………………………………………2b. **松亚型**
    5. 子叶2枚，真叶退化 ………………………………………………2c. **麻黄亚型**
1. 下胚轴的基部有基足 ……………………………………………………3. **买麻藤型**
  7. 子叶和真叶相似，一般为椭圆形，象双子叶植物具羽状脉的叶子；或子叶退化呈鳞片状 ……………………………………………………………………3a. **买麻藤亚型**
  7. 子叶条形；真叶只有1对，能终生生长，呈长条状 …………………3b. **百岁兰亚型**

三、裸子植物幼苗类型的演化路线

在讨论这个问题之前，首先应谈谈裸子植物的起源与演化。裸子植物起源于蕨类植物的陈旧学说早已被人们所摈弃(谷安根等 1990)。自从 Beck (1962)建立前裸子植物门(Progymnosperm)以来，裸子植物起源于前裸子植物已经得到广泛的承认，但究竟是单元起源还是多元起源则还有争论。有一些人认为是单元起源的，如 Scheckler et al. (1971) 在讨论上泥盆纪无脉树类(Aneurophytes)的化石结构时就指出："……这表明裸子植物单元起源于早期的前裸子植物。"最近，Beck(1985)等人和 Meyen (1984, 1986)关于裸子植物的起源问题，在 Bot. Rev. 上发表文章进行论战，

虽然 Beck 等人指责 Meyen 是二元论者，而 Meyen 的答复却是："我认为，裸子植物是单元起源于前裸子植物，可能是古蕨目(Archaeopteridales)"。 事实上，他们都是单元起源论者，只是Beck 等人认为裸子植物单元起源于无脉树目 Aneurophytales，而 Meyen 则认为是古蕨目而已。 相反，另一些人却认为是多元起源的，如 Jones et al. (1979)认为："裸子植物这样的种子植物，不象被子植物那样，它们不是单元起源的聚合群体。 ……古植物学的证据，也说明它们有若干条很不同的进化路线，而且在陆生植物的历史长河中，产生种子的习性(即裸子植物的特征)也曾不止一次发生过。 " Raven et al. (1981)也认为："裸子植物起源于前裸子植物，是若干不同路线的种子进化的结果。"那么，究竟裸子植物起源是单元的还是多元的呢？ 我们认为，裸子植物起源

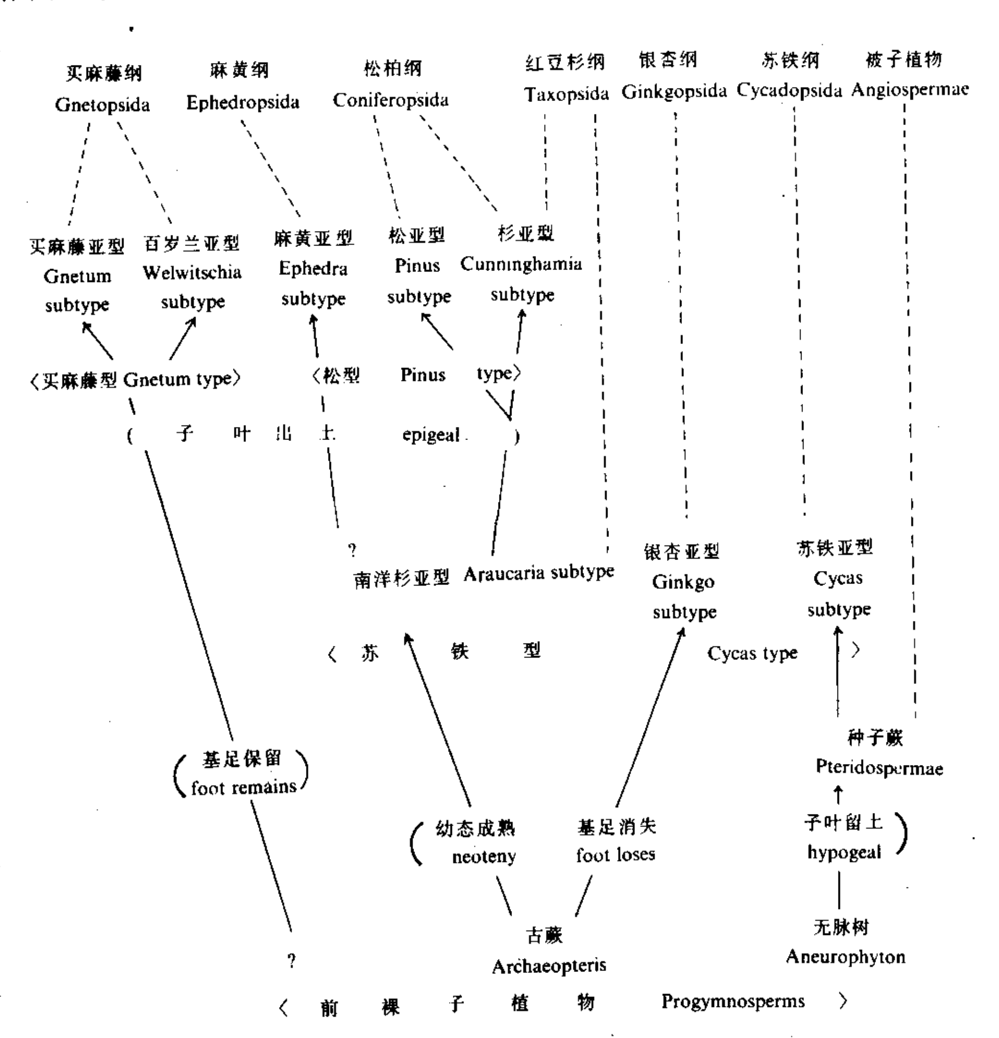


图 12　裸子植物幼苗类型的进化关系（→ 箭头，表示幼苗类型和亚型之间的演化关系。 …… 虚线，表示各纲对应的幼苗类型和亚型。被子植物幼苗的原始类型 —— 暗罗型和苏铁型的种子蕨基本一致）

Fig. 12. The evolutionary relationships of the seedling types of Gymnosperms. → arrow, showing the evolutionary relationships of seedling types and subtypes. ……dotted line, showing the corresponding seedling types and subtypes to each class, the original seedling type of angiosperms —— Polyalthia is basically same to the Cycas type (Pteridospermae seedling).

的问题，实质上是种子起源的问题。种子起源是一次还是多次？Cronguist(1982)就认为古卷柏(fossil Lycopods)和芦木(Calamites)都曾发生过“种子”，他说这样的“种子”缺少现代种子植物种子的主要特征，也就是说没有种皮。我们同意Jones and Luchsinger (1979)的意见，即真正种子的发生也是不止一次。种子中最重要的成分是胚，绝大多数种子植物的胚包括胚根、胚轴、胚芽和子叶等四个部分，无基足；而少数种子植物的胚却和蕨类植物以下的有胚植物的胚一样，还有基足(我们推测，前裸子植物还是孢子植物也应有基足，图9)。胚是有胚植物个体发育中一个重要的阶段，在系统发育中又具有比较保守的特点，所以，胚结构的不同，和由其发育出结构不同的幼苗，或许可以帮助说明种子起源的单元或多元的问题。

根据裸子植物幼苗类型的不同，结合其他特征，我们认为裸子植物的起源应该是多元的，而不是单元的。也就是说，裸子植物的种子曾发生过多次，是前裸子植物不同类型平行进化的结果。前裸子植物的某个类型在形成种子时，胚没有变化，仍保留着基足，发展成为独特的买麻藤路线；无脉树类型在形成种子时，胚发生变化，通过幼态成熟(塔赫他间 1954)的途径，失去基足，发展成为苏铁路线；古蕨类型形成种子时，胚也发生变化，也是通过幼态成熟的途径，失去基足，这类种子植物还分成两支，分别发展为银杏路线和松柏路线(图12)。

1. **苏铁路线** 苏铁路线的裸子植物起源于前裸子植物的无脉树。其种子的胚通过幼态成熟的途径，导致基足消失，因此，当种子萌发成为幼苗时，其第一、二片真叶转变为具吸收功能，起着基足的作用，成为留土子叶，其他的叶子仍多少保留着无脉树分枝系统的特点，具有一定程度的顶端生长，这就是种子蕨(seed fern)的幼苗(Chamberlain，1935；图10)。也就是苏铁型的苏铁亚型的幼苗。或许还可通过其羽状叶变为单叶，无顶端生长，而发展成为被子植物(Angiosperm)幼苗的古老类型，即暗罗型(Polyalthia type)(Ye N.，1983；图11)。

2. **银杏路线** 银杏路线的裸子植物起源于前裸子植物的古蕨。其种子的胚通过幼态成熟的途径，导致基足消失，当种子萌发成为幼苗时，其第一、二片叶子转变为吸收功能的留土子叶，成长叶扇状，叶脉二叉分岐，这就是苏铁型的银杏亚型幼苗。

3. **松柏路线** 松柏路线的裸子植物起源于前裸子植物的古蕨。其种子的胚和前者一样，经幼态成熟途径，基足消失，种子萌发时，其第一、二片叶子转变为吸收功能的留土子叶，真叶鳞片状至线形，这是苏铁型的南洋杉亚型幼苗。这个亚型可进一步发展成为子叶出土，即幼苗的下胚轴伸长，把子叶带出土面，在子叶完成其吸收功能后，又脱去种皮进行光合作用，这就是松型的幼苗。松型本身的变化较大，可以分化为杉亚型——子叶2—4枚；松亚型——子叶多数；可能还有麻黄亚型——子叶2枚，真叶退化。

4. **买麻藤路线**：这条路线的裸子植物也可能起源于前裸子植物的某些类型。其种子产生时，胚没有通过幼态成熟的途径发生变化，仍保留着低等维管植物胚的结构水平，即仍有基足充当吸器，种子萌发时，子叶(即前裸子植物的第一、二片叶子)出土，这就是买麻藤幼苗类型。这个类型可分化为买麻藤亚型和百岁兰亚型。

众所周知，买麻藤、百岁兰和麻黄等三类植物是一群很特殊的裸子植物。多数植物学家认为，把它们归在一起很勉强，都认为它们的系统位置未定。Martins(1971)就认

为这三者是高度的异源集合体。Foster et al. (1974)也认为它们和当今的裸子植物以及被子植物都没有密切的亲缘关系。他们通过形态学的比较研究，虽然认识到三者之间的差异很大，但也发现买麻藤和百岁兰比较接近(如雌配子体都无颈卵器，雄配子体的发育相似，胚的发育无游离核阶段，胚都有基足等)，而麻黄和前两者比较起来，更象松柏类(如雌配子体都有颈卵器，雄配子体的发育相近，胚的发育都有游离核阶段，胚都无基足等)。幼苗的形态也反映了这样的情况，根据幼苗的类型和一系列的形态学特征，可以看出买麻藤和百岁兰的确是裸子植物中孤立的一群，有其自己的进化路线。但直到现在为止，尚未发现前裸子植物和买麻藤植物相联系的化石，因此，前裸子植物是如何进化成为现代的买麻藤植物就不得而知了。另外，也很难想象具有基足的胚和没有基足的胚的种子是同一起源的。如果说具有基足的胚(应为原始类型)的买麻藤植物能够发展成为无基足的胚(应为进化类型)的其他裸子植物，就更难理解了。

四、裸子植物幼苗类型间进化关系

笔者经研究认为，裸子植物幼苗的 3 个类型、8 个亚型之间的进化关系，除了买麻藤型外，总的趋势是由留土萌发向出土萌发的方向发展。植物幼苗的留土萌发和出土萌发究竟何者进化，何者古老，已经是争论已久的问题。Васильченко(1945)就认为留土萌发是原始的类型，因为苏铁、银杏等原始的种子植物和被子植物的离瓣花类(Polypetalae)植物的幼苗都有留土萌发的。相反，Compton(1912)、Тахтаджян(1948)等人则认为出土萌发是原始的类型，因为在被子植物的一些科中，如果出土萌发和留土萌发同时存在的话，留土萌发的成员往往处于该科中进化程度较高的位置。Hill et al. (1913)还认为苏铁和银杏幼苗的留土子叶上有气孔(Wigglesworth，1903)，就说明子叶留土萌发应该是由子叶出土萌发衍生而来的。直到 60 年代，Грушвицкий(1963) 发表了一篇颇有见地的文章，说明留土萌发这样的类型中，子叶留土是表面现象。实际上，留土萌发的子叶因其功能的不同可分为两大类；一类子叶是贮藏功能，肥厚，叶肉细胞中含有丰富的营养物质；另一类子叶是吸收功能，不肥厚。上表皮的细胞伸长，变成上皮细胞，起着吸收胚乳营养物质的作用。并且认为子叶贮藏功能的留土萌发是衍生的、进化的类型；而子叶为吸收功能的留土萌发是原始的、古老的类型；但对苏铁和银杏幼苗的留土子叶上有气孔的问题却没有解释。Vogel (1980)很欣赏这样的看法，但在讨论幼苗类型的分类时，又没有强调吸收功能子叶的原始性，在进行幼苗类型的排列时，却又强调排列的顺序与系统发育无关。我们也同意 Грушвицкий 的观点，Ye (1983)对这个观点有较详细的论述。在 Ye 的论述中，可以看出双子叶植物幼苗类型进化关系的总趋向是：子叶吸收功能留土萌发→子叶吸收兼光合功能出土萌发→子叶光合功能出土萌发→子叶贮藏功能留土萌发。

苏铁型幼苗的吸收功能子叶表皮存在气孔又该如何解释呢？这要和前裸子植物联系起来进行讨论。这个问题在 Ye (1983)的文章中也有论述。Ye 认为，前裸子植物胚转变为裸子植物胚(买麻藤和百岁兰的胚除外)时，通过幼态成熟的途径，失去基足，其茎端的第一、二片胚叶在后期也不再发育，萌发时，留在胚乳中代替失去的基足，成为充当吸器作用的 2 片子叶，这就是苏铁型的幼苗。根据我们的观察，苏铁和银杏的子

叶上的确有气孔的残迹，但只分布在上表皮，其下表皮由于紧贴胚乳，气孔完全消失，细胞变长，起着吸收的作用。所以，苏铁和银杏幼苗子叶上的气孔是前裸子植物孢苗(sporeling)的第一、二片胚叶留土转变为苏铁型子叶而残存下来的。

综上所述，裸子植物幼苗的类型比较简单，只有3个类型，买麻藤型是很特殊的类型，不能和现存的任何种子植物幼苗类型相比较，有其独特的发展路线，剩下来2个类型的进化关系就是从苏铁型发展为松型。苏铁纲和银杏纲都是古孑遗植物，其幼苗分别属于苏铁型的苏铁亚型和银杏亚型，保留着吸收功能子叶留土的古老特点，幼苗类型没有变化。所以，裸子植物幼苗类型从留土萌发(准确的说应是吸收功能子叶的留土萌发)向出土萌发进化只存在于南洋杉亚型转变为松型这条路线上(图12)。这样的进化趋向，不止发生一次，而是在不同的科、甚至不同的属中发生过多次，是平行进化的结果。如南洋杉科中南洋杉属有留土萌发的，贝壳杉属却没有；在南洋杉属中 Burya 组和 Columbea 组为留土萌发，而其他组则为出土萌发；松科中的油杉属为留土萌发，其他属为出土萌发；三尖杉属的蓖齿三尖杉组 Sect. Pectinatae L. K. Fu 为留土萌发，另一组为出土萌发；红豆杉科的榧树属为留土萌发，其他属为出土萌发等。现代植物学家(塔赫他间 1956；中国科学院中国植物志编委会 1978；傅立国 1984)，对上述那些科中属的系统排列或属中组的系统排列，留土萌发的属或组都排列在较低(较原始)的位置，只是红豆杉科的榧树属除外。我们相信，对榧树属植物的深入研究，或许可能会说明留土萌发的榧树属在红豆杉科中的原始性。

参 考 文 献

[1] 马大浦等，1978：主要树木种苗图谱。农业出版社，北京。31—81页。

[2] 王宏志主编，1985：热带亚热带主要树种采种育苗技术。广西人民出版社，南宁。22—36页。

[3] 中国科学院中国植物志编委会，1978：中国植物志，第七卷。科学出版社，北京。

[4] 谷安根，汪矛和王立军，1990：蕨类植物和裸子植物的起源与进化。植物学通报，7 (2) 58—62。

[5] 塔赫他间著，匡可任等译，1956：高等植物 <I>。科学出版社。北京。356—357页。

[6] 塔赫他间著，匡可任等译，1954：植物演化形态学问题。青海省科学技术协会，西宁。

[7] 傅立国，1984：三尖杉属的研究。植物分类学报，**22** (4)：277—288。

[8] Beck, C. B., 1962: Reconstructions of Archaeopteris, and further consideration of its phylogenetic position. *Amer. J. Bot.* **49**: 373—382.

[9] Beck, C. B., 1985: Gymnosperm phylogeny —— A commentary on the views of S. B. Meyen. *Bot. Rev.* **51**: 273—294.

[10] Boureau, E., 1938: Recherches anatomiques et experimentales sur l'ontogenic des plantules de Pinacees et ses rapports avec la phylogenie. *These Fac. Sc. Poitiers*, **1**: 1—219.

[11] Boureau, E., 1952: L'evolution des vegetaux et l'anatomie des plantules. *Ann. Biol.* T. **28**, Fasc. 7—8, 163—181.

[12] Boyd, L., 1932: Monocotydonous seedlings: Morphological studied in the post-seminal development of the embryo. *Trans, Proc, Roy. Soc. Edinb.* **31**: 1—224.

[13] Chauveaud, G., 1911: L'appareil conducteur des plantes vasculaires et les phases principales de son evulation. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, 9 ser., t. XIII.

[14] Chauveaud, G., 1921: La constitution des plantes vasculaires revelees par leur ontogenie, 1 vol. paris.

[15] Butler, V., Bornman, C. H. and Evert, R. F., 1973: Welwitschia mirabilis: morphology of the seedling. *Bot. Gaz.* **134**: 52 — 59.

[16] Chamberlain, C. G., 1935: Gymnosperms. Structure and Evolution. Chicago.

[17] Compton, R. H., 1912: An investigation of the seedling structure in the Leguminosae. *J. Linn. Soc. Bot.* **41**: 1 — 122.

[18] Cronquist: A., 1982: Basic Botany. Harper & Row, Publishers, New York.

[19] Dorety, H. A., 1919: Embryo and seedling of Dioon spinulosum. *Bot. Gaz.* **67**: 251 — 258.

[20] Ferre, Y. de, 1965: Structure des plantules et systematique du genre Pinus. *Bull. Soc. Hist. Nat. de Toulouse*, t. **100**: 230 — 280.

[21] Foster, A. S. and Gifford, E. M., 1974: Comparative Morphology of Vascular Plants, 2nd ed., Freeman, W. H. and Company, San Francisco.

[22] Hill, T. G. and Fraine, E. de, 1908: On the seedling structure of Gymnosperms I. *Ann. Bot.* **22**: 689 — 712. pl. 35.

[23] Hill, T. G. and Fraine, E. de. 1909: On the seedling structure of Gymnosperms II. *Ann. Bot.* **23**: 189 — 227. pl. 15.

[24] Hill, T. G. and Fraine, E. de, 1909; On the seedling structure of Gymnosperms III. *Ann. Bot.* **23**: 433 — 458. pl. 30.

[25] Hill, T. G. and Fraine, E. de, 1910: On the seedling structure of Gymnosperms IV. *Ann. Bot.* *24*: 319 — 333. pl. 22 — 23.

[26] Hill, T. G. and Fraine, E. de, 1913: A consideration of the facts relating to the structure of seedlings. *Ann. Bot.* **27**: 257 — 272.

[27] Jones, S. B. and Luchsinger, A. E., 1979: Plant Systematics. McGraw－Hill Inc. New York. p. 219 — 220.

[28] Lubbock, G., 1892: A Contribution to Our Knowledge of Seedlings. 2 Vol. s. Paul,Trench, Trubner & Co., London.

[29] Maheshwari, P. & Vasil, Vimla, 1961: Gnetum. Botanical Monograph No. 1, CSIL. New Delhi.

[30] Martins: P., 1971: Les Gnetaphytes (Handbuch d. pflanzenanatomie, Band 12, Teil 2.) Grebruder Borntraeger, Berlin.

[31] Meyer, S. V., 1986: Gymnosperm systematics and phylogeny: A reply to commentaries by C. B. Beck, C. N. Miller, and G. W. Rothwell. *Bot. Rev.* **52** (3): 300 — 320.

[32] Meyer, S. V., 1984: Basic features of Gymnosperm systematics and phylogeny as evidenced by the fossil record. *Bot. Rev.* **50**: 1 — 111.

[33] Philipson, W. R. and Molley, B. P. J., 1990: Seedling, shoot, and adult morphology of New Zealand conifers: The genus Dacrycarpus, Podocarpus, Dacrydium and Prumnopitys. *New Zealand Jour. Bot.* **28**: 74 — 84.

[34] Raven, P. H. and Evert, R. F., 1981: Biology of Plants. Worth Publishers, Inc. p. 340.

[35] Rodin R. G., 1958: Seedling morphology of Welwitschia. *Amer. J. Bot.* **40**: 371 — 378.

[36] Scheckler, S. E. and Banks, H. P., 1971: Anatomy and relationships of some Devonian Progymnosperms from New York. *Amer. J. Bot.* **58** (8): 737 — 751.

[37] Vogel, E. F., 1980: Seedlings of Dicotyledons. Centre for Agricultural Publishing and Documentation, Washington.

[38] Wigglesworth, G., 1903: The cotyledons of Ginkgo biloba and Cycas revoluta. *Ann. Bot.*, **17**: 789 — 794.

[39] Woltz, Pt. et Roques, J. P., 1968: Contribution a l'etude anatomique de quelques plantules d'Agathis. *Trav. Lab. For. Toulouse.* I. **7** (III): 1 — 6 f. 2.

[40] Woltz, Ph. et Bailly Y., 1982: Austrotaxus spicata Compton de Nouvelle-Caledonie: Aspects anatomiques et evolution de l'appareil conducteur de la plantules *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 126, lettres bot., (3): 223—230.

[41] Woltz, Ph., 1986: Les Podocarpus (s. l.), origines et evolution. Etude des plantules; comparaison avec les familles de Coniferes de l'hemisphere sud. These de Doctorat d'Etat, Univ. Aix-Marseille III, p. 1—368.

[42] Ye N., 1983: Studies on the seedling types of dicotyledonous plants (Magnoliophyta, Magnoliopsida). *Phytologia*, **54**: 161—189.

[43] Васильценко, И. Т., 1945: Вопросу об эволюционком значении морфологическии Особенностей прорастания цветковых растений. Сборн. Научн. раб. БИН АН СССР.

[44] 1960. Всходы деревьев и Кустарников (определитель). Изд Акад. Наук. СССР. М — Л.

[45] Грушвицкий, И. В., 1963 Подземное прорастание и функцнй семядолей. *Бот. Ж.* **48**: 906—915.

[46] Тахтаджян, А. Л., 1948: Морфологическая Эволюция Покрытосеменных. М.

～～～～～～～～～～～～～～～～～～～～

《生物多样性》新刊简介

《生物多样性》由中国科学院生物多样性委员会主办、中国科学院植物研究所、动物研究所和微生物研究所共同承办，是生物学及其相关学科相互交叉、相互渗透的全国性学报级学术刊物，于1993年8月和读者见面。双月刊，国内外公开发行，刊号为：$\frac{\text{ISSN1005}-\text{0094}}{\text{CN11}-\text{3247/Q}}$，16开本，中文版64页，增刊英文版96页。四封刊登图像精美的彩色图片。定价：4.50元。

着重反映中国科学家在“拯救、研究和持续利用”生物多样性方面的研究论文、调查报告、研究简报、技术方法、专题论坛等方面的文章，中国生物多样性组织机构所制定的法规和重大行动，及实施生物多样性保护与持续利用方面的新鲜经验等。

本刊可供国内外从事和关注生物多样性研究或工作的科技人员、国家公职人员、热心于保护全球生物多样性的伦理学家、生态学家、经济学家和企业界人士参阅。本刊将在生物多样性的保护和持续利用方面发挥作用，为促进国家乃至国际的社会经济稳定和发展做出贡献。我们衷心希望本刊的出版能对读者有所裨益，并热切地欢迎对我刊给予指导和支持。

《生物多样性》于1993年创刊，欢迎国内外读者订阅，索取订购单请与《生物多样性》编辑部徐玉莲女士(100044 北京西直门外大街141号中国科学院植物研究所院内)联系。

开户行：中国工商行，北京分行，西城区百万庄分理处。

帐号：014 －144587－41。

《生物多样性》编辑部。